

УДК 576.895.121

**О МОРФОГЕНЕЗЕ МЕТАЦЕСТОД СЕМ. SCHISTOTAENIIDAE  
(CYCLOPHYLLIDEA) НА ПРИМЕРЕ ЭУАСКОЦЕРКА  
SCHISTOTAENIA SRIVASTAVAI RAUSH, 1970**

© К. В. Регель,\* Н. А. Поспехова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000

\* E-mail: kire@ibpn.ru

Поступила 21.05.2014

Морфогенез настоящего аскоцерка или эуаскоцерка (*euascocysticercoid*) изучен на примере *Schistotaenia srivastavai* — относительно редкого паразита серошечных поганок *Podiceps griseigena* и промежуточных хозяев — равнокрылых и разнокрылых стрекоз в Охотско-Колымском крае. Стадии постэмбрионального развития этого вида реконструированы по материалу из спонтанно зараженных личинок стрекоз и соответствуют литературным данным по развитию метацестод рода *Tatria* s. l., изученному Мразеком (Mrazek, 1927) и Рис (Rees, 1973). Эуаскоцерк — наиболее распространенная среди представителей *Schistotaeniidae* морфологическая модификация аскоцерков. Рассмотрены две другие модификации аскоцерков, встречающиеся у представителей семейства: мультицерк и мегалоцерк. Установлено, что в жизненных циклах *Schistotaeniidae* представлены все три модификации аскоцерков: настоящий (*Schistotaenia*, *Tatria*, *Ryjikovilepis*, *Joyeuxilepis*), мультицерк (род *Mircia*) и мегалоцерк (*S. tenuicirrus*).

**Ключевые слова:** *Schistotaeniidae*, метацестода, аскоцерк (= аскоцистицеркоид), эуаскоцерк (= эуаскоцистицеркоид), морфогенез, промежуточный хозяин, личинки стрекоз.

Полностью сформированные метацестоды *Schistotaenia srivastavai* Raush, 1970 впервые описаны Кукашевым (1989) от 8 видов равнокрылых стрекоз (Zygoptera) Казахстана. Ранее автором были опубликованы описания метацестод еще 3 видов *Schistotaeniidae*. Вид *Tatria biremis* Kowalewski, 1904 обнаружен у водных клопов — гребляков *Sigara concinna* (Fieber) юго-востока Казахстана (Кукашев, 1983). Василева с соавт. (Vasileva et al., 2003a) отмечают, что описанные Кукашевым метацестоды *Tatria biremis* по длине хоботковых крючьев близки новому виду татрий *T. gulyaevi* Vasileva, Gibson, Bray, 2003, а по размерам сколекса, присосок и хоботка ближе к *T. minor* Kowalewski, 1904. Кукашев (1983) сообщает о высокой ин-

тенсивности инвазии поганок взрослыми цестодами *T. biremis*, не приводя их описания. Поэтому вопрос о видовой принадлежности описанных им метацестод авторы (Vasileva et al., 2003a) оставляют открытым. Два других вида метацестод Кукашев обнаружил у личинок равнокрылых стрекоз: *Schistotaenia colymba* Schell, 1955 у *Ischnura elegans* (Vanderlinden) западного Казахстана и *Ryjikovilepis dubininae* (Ryjikov et Tolkatcheva, 1981) Гуляев et Tolkatcheva, 1987 у *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) центрального Казахстана (Кукашев, 1985). Гуляев (1989), приводя новую характеристику метацестод *R. dubininae* по собственному материалу от *I. elegans* южного Урала и Зауралья, предлагает новое название — аскоцерк (*ascocercus*) — для морфологического типа цистицеркоидов, характерных для большинства видов подсем. *Schistotaeniinae* (в том числе для всех видов, перечисленных выше). Обсуждая отличия аскоцерка от диплоцисты — морфологического типа цистицеркоидов, некоторое сходство с которым отмечали ранее (Mrázek, 1927; Rees, 1973), Гуляев (1989) приводит дифференциальные признаки этих метацестод. Тем не менее в обзоре терминологии метацестод, опубликованном группой авторов под псевдонимом Lenta Chervy (2002), без веских доводов (лишь на основании наличия наружной цисты) модификация «аскоцерк» сведена в синоним к «диплоцисте».

В нашей предыдущей статье (Регель и др., 2013) мы попытались обосновать валидность термина «аскоцерк» при описании морфогенеза одной из его модификаций — мегалоцерка *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831). Одновременно было предложено объединить различные модификации метацестод *Schistotaeniidae* и *Dioecocestidae* в единую морфоэкологическую группу аскоцерков (или, следуя терминологии, предложенной в обзоре Lenta Chervy, 2002 для цистицеркоидов — «*ascocysticercoids*»). Использование термина «аскоцерк» в качестве нарицательного для группы ларвоцист определило изменение названия аскоцерка *Schistotaeniidae* на «эуаскоцерк».

В данной статье обосновываем правомочность последних терминологических нововведений. С этой целью ниже приводится подробное описание морфогенеза эуаскоцерка (= *euascocysticercoid*) *S. srivastavai* и анализ литературных данных по морфогенезу этой и двух других модификаций аскоцерков *Schistotaeniidae*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2009—2013 гг. при вскрытии личинок равнокрылых стрекоз (*Zygoptera*) *Coenagrionidae* (N = 725) и разнокрылых стрекоз (*Anisoptera*) рода *Aeshna* (N = 2967) из 33 водоемов бассейнов Тауйской губы и Верхней Колымы.

Вскрытие личинок стрекоз и изучение извлеченных метацестод проводили в физиологическом растворе 0.64 %. Измерение, фотографии и микрофильмы движения живых объектов сделаны с использованием микроскопа Axiolab с фотонасадкой или микроскопа Amplival и бинокюляра МБС-10 и фотоаппаратов Canon PowerShot A95 и A3100 IS. После изучения *in vivo* метацестод фиксировали в 70 % этаноле (12 инвазионных экз.), жидкости Буэна (1 инвазионный экз.) и 2—3 % глютаральдегиде (8 особей

на разных стадиях развития и 3 инвазионных экз.). Для поиска эмбриональных крючьев и измерения крючьев хоботка использована среда Фора-Берлеза, в которую заключены (без предварительной фиксации): один инвазионный экземпляр, единственная погибшая метацестода на стадии второй инвагинации (изготовлен давленный препарат для изучения формы хоботковых крючьев) и один экземпляр на стадии мегалосферы. Кроме того, изготовлены парафиновые срезы одного инвазионного эуаскоцерка, окрашенные по методу Маллори. Все измерения в статье приведены в мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Встречаемость *Schistotaenia srivastavai* у дефинитивных и промежуточных хозяев

Цестод *S. srivastavai* следует отнести к редким и малочисленным паразитам поганок Охотско-Колымского края. Вид обнаружен у 3 взрослых из 12 вскрытых (4 взрослых и 8 птенцов) серощеких поганок *Podiceps griseigena* (Bodd.) с интенсивностью инвазии 1, 4 и 9 экз. У 6 вскрытых красношейных поганок *P. auritus* (L.) этот вид не был обнаружен.

Соответственно и метацестоды *S. srivastavai* встречаются у промежуточных хозяев значительно реже (у  $0.78 \pm 0.16\%$  *Aeshna* spp. и  $0.41 \pm 0.24\%$  Coenagrionidae из общего числа вскрытых), чем два других вида аcoleат (Гуляев и др., 2010; Регель, Поспехова, 2012; Регель и др., 2013). Эуаскоцерки Schistotaeniidae обнаружены всего у 26 личинок стрекоз из четырех озер области (см. таблицу). Интенсивность инвазии стрекоз редко превышала 1 экз., в результате нами собрано только 28 особей на разных стадиях развития. Из них 20 экз. (18 — инвазионных и 2 — на последних стадиях морфогенеза с развитым вооружением хоботка) принадлежали виду *S. srivastavai*. Это позволило отнести к данному виду и особи более ранних стадий развития (от мегалосферы до стадии раннего сколекогенеза), обнаруженные у тех же видов хозяев в тех же водоемах. В то же время нельзя исключать вероятность, что одна из ранних стадий развития могла принадлежать виду *Tatria minor* Kowalewski, 1904. Этот вид зарегистрирован у серощеких и красношейных поганок Магаданской области (Гуляев и др., 2010), но его промежуточный хозяин пока неизвестен.

Сроки развития эуаскоцерков *S. srivastavai*, очевидно, короче, чем у двух других видов, паразитирующих в личинках стрекоз исследованного района. Особенно заметно это при совместном паразитировании эуаскоцерков *S. srivastavai* с метацестодами двух других видов аcoleат. Такая совместная инвазия обычна в оз. «Формозное» (см. таблицу). В начале июня 2011 г. все личинки стрекоз, зараженные эуаскоцерками *S. srivastavai*, были в возрасте 1+ и содержали уже инвазионных метацестод данного вида (несомненно, перезимовавших вместе с хозяином). Паразитирующие совместно с ними метацестоды двух других видов находились на ранних стадиях морфогенеза. В сентябре 2012 г. обе зараженные эуаскоцерками *S. srivastavai* личинки стрекоз были сеголетками (0+), обе были одновременно инвазированы еще двумя видами метацестод на ранних стадиях морфогенеза. В одном сеголетке эуаскоцерк *S. srivastavai* уже достиг инвазионного состояния.

Зараженность личинок стрекоз метацестодами *Schistotaenia srivastavai* и данные о совместной встречаемости с другими видами цестод в исследованных районах

Infection of dragonfly larvae with *Schistotaenia srivastavai* metacestodes and data on co-occurrence with other cestode species in studied areas

Озера, координаты	Дата сбора	Хозяин	N	ЭИ, экз. (%)	ИИ	Стадия развития, экз.	Ко-инвазия с другими видами (n)
Озера побережья Тауйской губы Охотского моря							
Глухое 59°44'N; 149°53'E Нимф 59°41'N; 150°03'E	12.06.09	<i>C. sp.</i>	34	1 (2.9)	1	мсф (1)	
	27.06.09	<i>A. j.</i>	58	2 (3.4)	1	инв. (2)	
	22.06.10	<i>A. j.</i>	225	4 (1.8)	1—2	ни (3); дз (1); ви (1)	
		<i>E. c.</i>	80	2 (2.5)	1	дз (1); ск (1)	
	12.07.10	<i>A. j.</i>	201	3 (1.5)	1	инв (3)	
	13.09.10	<i>A. j.</i>	27	1 (3.7)	1	инв (1)	
	4.07.12	<i>A. j.</i>	269	1 (0.4)	1	инв (1)	<i>M. s.</i> (1)
Озера бассейна Верхней Колымы							
Формозное 62°33'N, 153°37'E	10.06.11	<i>A. j.</i>	13	8 (61.5)	1—2	инв (9)	<i>M. s.</i> (2); <i>D. a.</i> (1); <i>M. s.</i> , <i>D. a.</i> (4)
		<i>A. cr.</i>	21	1 (4.8)	1	инв (1)	
	10.09.12	<i>A. j.</i>	16	2 (12.5)	1	уд (1); инв (1)	<i>M. s.</i> , <i>D. a.</i> (2)
Утиное 62°48'N; 152°24'E	13.06.11	<i>A. j.</i>	23	1 (4.3)	1	инв (1)	

Примечание. Виды хозяев: *C. sp.* — *Coenagrion sp.*; *A. cr.* — *Aeshna crenata* Hagen; *A. j.* — *Aeshna juncea* (Linnaeus); *E. c.* — *Enallagma cyathigerum* (Charpentier). Стадии развития: мсф — мегалосфера; уд — удлинение и формирование зачатка цистосколекса; пи — первая инвагинация; дз — дифференциация зачатка (метамера); ск — сколексогенез; ви — вторая инвагинация; инв — полностью сформированная (инвазионная) метацестода. Совместно паразитирующие виды цестод: *M. s.* — *Mircia shigini* Копыаев, Gulyaev, 2006; *D. a.* — *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831).

Отметим, что 6 из 8 эуаскоцерков на ранних стадиях развития встречены в одной выборке из оз. Нимф (22.06.2010 г.) у личинок стрекоз возраста 1+. При этом в сборах, проведенных там же через 20 дней, все найденные эуаскоцерки (3 особи) были уже полностью сформированными.

#### Развитие эуаскоцерка *S. srivastavai*

Ранние стадии развития. Морфогенез прослежен благодаря находкам нескольких ранних стадий развития в спонтанно зараженных хозяевах и соответствует схеме развития метацестод *Tatria* s. l., исследованной Рис

(Rees, 1973). Развитие метацестод протекает под покровом неклеточной серозной оболочки («transparent capsule of host origin» по: Rees, 1973, p. 426), сохраняющей связь с покровом средней кишки личинки стрекозы.

Самая ранняя из обнаруженных нами стадий развития — мегалосфера размером  $0.9 \times 0.55$  с первичной полостью диаметром  $0.28\text{—}0.3$ . Окруженная серозной оболочкой метацестода висела на тонком стебельке примерно на середине средней кишки (рис. 1, а, см. вкл.). Это была первая находка (12.06.2009 г.) моноцефалической метацестоды в самом начале наших исследований зараженности личинок стрекоз, когда нам еще не были известны ни видовое разнообразие, ни частота встречаемости этой группы аскоцерков. Поэтому из этой особи был изготовлен (давленный) препарат в среде Берлезе, на котором удалось найти только 3 эмбриональных крючка (по одному из каждой их пары) длиной  $0.012\text{—}0.013$  (рис. 1, б).

Следующая стадия развития эуаскоцерка — удлинение и формирование зачатка цистосколекса («cell mass» по: Rees, 1973, p. 427) обнаружена в сеголетке коромысла, зараженном еще двумя видами аколеат (см. таблицу). Метацестода представляла собой тонкостенный удлиненный пузырек («post-oncospherical vesicle» по: Rees, 1973, p. 427) с обширной первичной полостью (рис. 1, в). В стенке пузырька уже развиты мышечные элементы, их сокращения вызывают перистальтические движения, постоянно изменяющие форму и размер метацестоды (от  $1.29 \times 0.57$  и до  $1.67 \times 0.43$ ) (рис. 1, г). На ее переднем полюсе сформирован зачаток цистосколекса размером около  $0.2 \times 0.20\text{—}0.23$ , основание которого уже погружено (ввернуто) в первичную полость метацестоды на глубину  $0.15\text{—}0.25$  (рис. 1, д). Ориентация полюсов этой особи отличалась от остальных, находящихся на ранних стадиях развития, расположением переднего полюса на противоположном (дистальном) конце метацестоды от места крепления к кишке стрекозы.

В процессе первой инвагинации передняя стенка «пузырька» вворачивается и вместе с зачатком цистосколекса постепенно погружается в первичную полость. Одна из трех найденных метацестод на этой стадии развития, вероятно, только начала процесс инвагинации. Размер этой особи был вдвое меньше предыдущей ( $0.6\text{—}0.8 \times 0.3\text{—}0.5$ ), по-видимому, за счет резкого сокращения мышечных элементов ее стенок (рис. 1, е, ж). Зачаток цистосколекса (длиной около  $0.1$  и диаметром  $0.22\text{—}0.23$ ) то погружался до середины полости, то перемещался вперед к переднему полюсу с еще не замкнутой порой воронковидного инвагинационного канала (рис. 1, ж). В задней половине видны остатки первичной полости (рис. 1, е) и выявлены эмбриональные крючья. Две другие метацестоды, паразитировавшие в одной личинке стрекозы, размещались на расстоянии примерно  $2$  мм друг от друга: более крупная локализовалась ближе к центру средней кишки, вторая — ближе к мальпигиевым сосудам (рис. 2, а, см. вкл.). Обе были немногим крупнее предыдущей, размеры их менялись от  $0.86 \times 0.36$  до  $1.2 \times 0.33$  у первой и от  $0.63 \times 0.6$  до  $0.82 \times 0.41$  у второй (рис. 2, в). Зачаток цистосколекса обеих особей погружен до середины полости или немного глубже, его длина достигла  $0.3\text{—}0.37$ , при том же диаметре  $0.22\text{—}0.23$ . Инвагинационный канал уже сомкнут и не виден даже при плотном прижатии объекта покровным стеклом (рис. 2, б). Зачаток цистосколекса расположен в полости, ограниченной уже двумя слоями наруж-

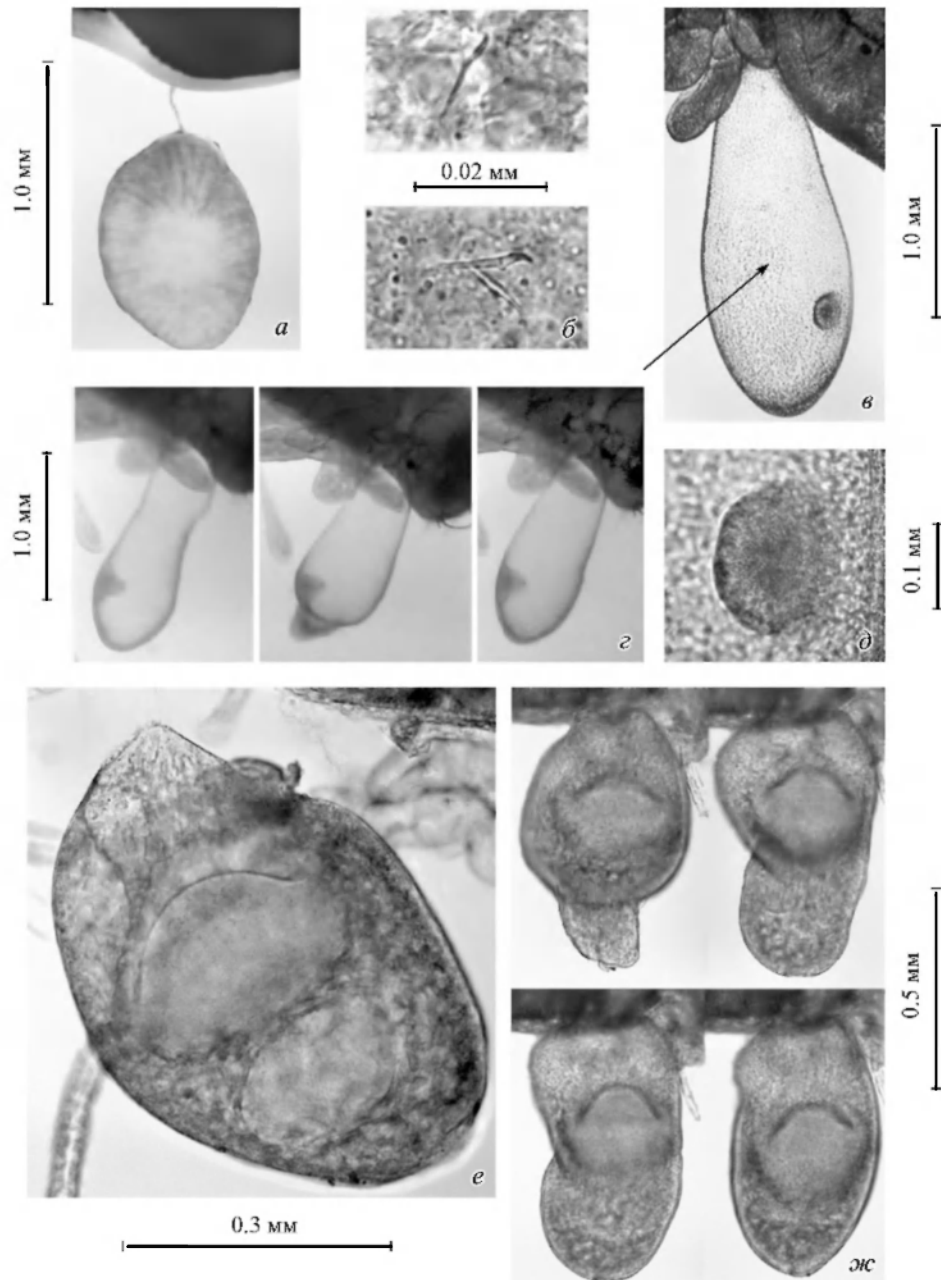


Рис. 1. Ранние стадии морфогенеза эуаскоцерка *Schistotaenia srivastavai*.  
 а — мегалосфера; б — эмбриональные крючья; в, г, д — стадия удлинения, формирование зачатка цистосколекса; е, ж — процесс первой инвагинации, погружение зачатка цистосколекса. Стрелками отмечена первичная полость.

Fig. 1. Early stages of morphogenesis of euascocercus *Schistotaenia srivastavai*.  
 а — megalosphaera; б — embryonic hooks; в, г, д — stage of elongation, formation of cystoscolex primordia (bud); е, ж — process of first invagination, sinking of cystoscolex primordia (bud). Arrows indicate a primary cavity.



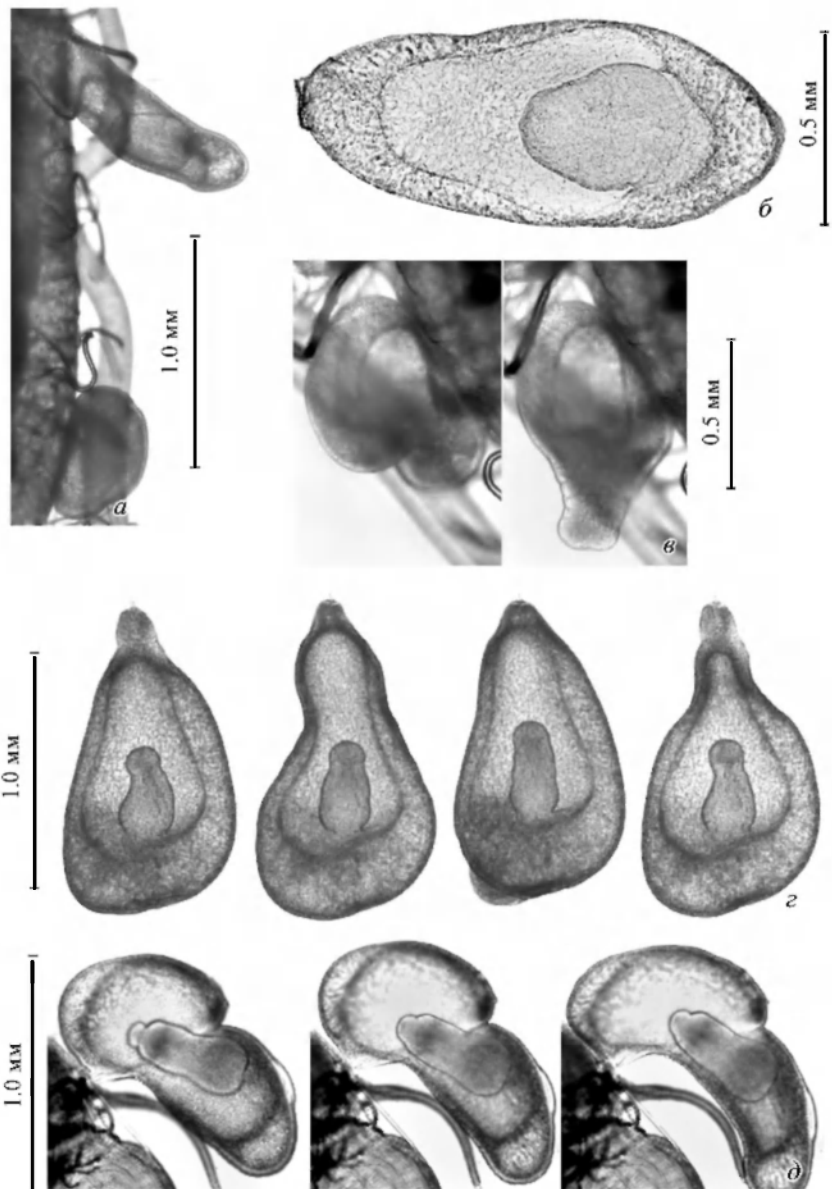


Рис. 2. Завершение первой инвагинации и дифференциация зачатка цистосколекса.

*a* — фрагмент средней кишки личинки *A. juncea* с двумя эуаскоцерками на фазе завершения первой инвагинации; *б* — вид одной из них под слегка прижатым покровным стеклом; *в, г, д* — изменение формы экзоцисты и зачатка цистосколекса: на фазе завершения первой инвагинации (*в*); в начале дифференциации зачатка (*г*); на фазе завершения дифференциации зачатка цистосколекса (ранний сколексогенез) и подготовки к отделению зачатка от стенки экзоцисты (*д*).

Fig. 2. Completion of the first invagination and differentiation of cystoscolex primordia.

*a* — fragment of *A. juncea* larvae midgut with two euasocercus on the final phase of the invagination; *б* — one of them lightly pressed under a cover glass; *в, г, д* — change in the form of exocysts and cystoscolex primordia on the phase of completion of the first invagination (*в*), at the beginning of primordia differentiation (*г*) and on the final phase of differentiation of cystoscolex primordia (early scolexogenesis) and preparing for the separation of cystoscolex primordia from the cyst wall (*д*).

ной цисты (экзоцисты), гомологичной хвостовому придатку других морфологических типов цистицеркоидов.

К концу первой инвагинации участок ввернувшейся поверхности с зачатком цистосколекса уже не способен к перемещениям, и следовательно, скреплен с наружным слоем.

Стадия метамеры, дифференциация зачатков сколекса и эндоцисты. Одна из двух метацестод на этой стадии развития (из личинки коромысла) имела грушевидную форму (рис. 2, *г*). Мышечные сокращения стенок экзоцисты слабо влияли на изменение ее длины (1.22—1.29) и ширины (0.67—0.72). Зачаток цистосколекса длиной 0.35—0.39 визуальнo подразделен на области будущего сколекса и эндоцисты диаметром 0.13—0.14 и 0.2—0.22 соответственно. Однако во внутреннем строении зачатка дифференциация отделов пока не отражена. Диаметр «ножки» (области соединения эндоцисты с внутренней стенкой экзоцисты) 0.14—0.15.

Вторая особь на этой фазе развития, обнаруженная у личинки стрелки, была способна к двукратным изменениям длины экзоцисты, что, вероятно, было обусловлено частичным разрушением серозной оболочки (рис. 2, *д*). Длина экзоцисты варьировала от 1.1 (при сжатии) до почти 2, ширина около 0.5—0.7. Длина зачатка цистосколекса при сокращении и растяжении варьирует от 0.4 до 0.5, его диаметр в области будущей эндоцисты 0.2—0.22, шейки — 0.13—0.14, сколекса — 0.16, хоботка — 0.095—0.1. Диаметр «ножки» резко уменьшился (до 0.04—0.05), что указывает на скорое отделение эндоцисты.

Согласно данным Рис (Rees, 1973), отделение эндоцисты с перспективной частью цестоды от стенки экзоцисты происходит на стадии сколексогенеза (до начала формирования хоботковых крючьев). В нашем материале присутствовал единственный экземпляр на стадии сколексогенеза с уже отделившейся, но еще не завершившей свое развитие эндоцистой и перспективной частью цистицеркоида (рис. 3, см. вкл.). Размер экзоцисты этой особи  $3.5 \times 0.95$  (рис. 3, *а*). Активное движение отделов перспективной части метацестоды и эндоцисты изменяло их форму и размеры (рис. 3, *б—г*). Общая длина перспективной части варьировала от 0.73 до 0.84, диаметр в области будущих «ранних проглоттид» 0.22—0.23, сколекса 0.18—0.21, хоботка 0.14—0.16. Развита хоботково-влагалищный комплекс, отчетливо видны ретракторы хоботкового влагалища (рис. 3, *в*). Крючья хоботка еще не достигли дефинитивного размера, но лезвия крючьев уже полностью сформированы, их длина 0.020—0.021. Мышечный валик присосок еще не выражен. Эндоциста также еще не полностью развита, подвижна, принимала то почти шаровидную форму размером  $0.5 \times 0.41$ , то грушевидную —  $0.57 \times 0.36$ . Дифференцирован ее передний суженный отдел длиной и диаметром около 0.13—0.14 (рис. 3, *б*, стрелка), участвующий во второй инвагинации. В эндоцисте видны единичные известковые тельца, экскреторные каналы, впадающие в экскреторный атриум размером  $0.05 \times 0.3$ , открывающийся на заднем полюсе эндоцисты экскреторной порой диаметром 0.02 (рис. 3, *д*).

На завершающем этапе морфогенеза перспективной части и эндоцисты происходит вторая инвагинация, которую подробно описала Рис (Rees, 1973). Нам не удалось наблюдать этот процесс, так как единственная особь, приступившая ко второй инвагинации, имела неподвижную про-



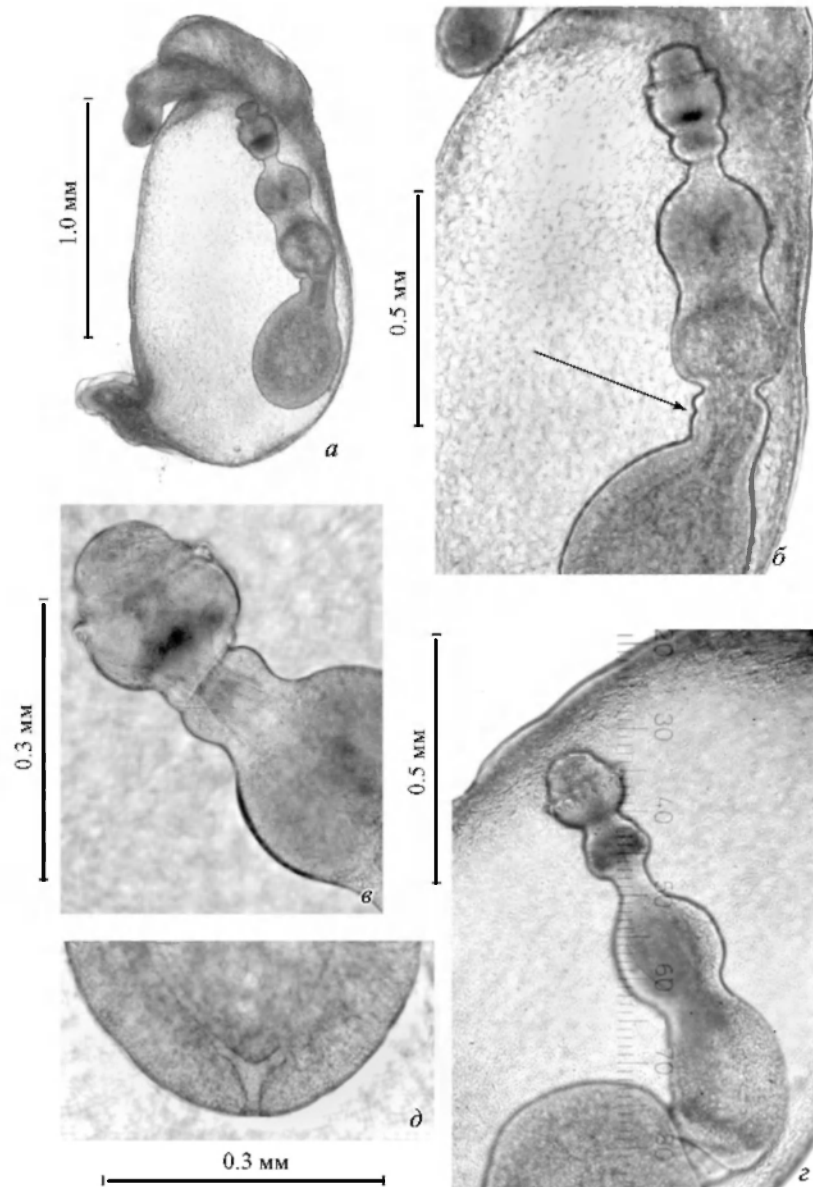


Рис. 3. Стадия сколексогенеза эуаскоцерка *S. srivastavai*.

*a* — общий вид экзоцисты и отделившегося от нее тела цистицеркоида на стадии позднего сколексогенеза; *б, в, г* — изменение формы перспективной части и эндоцисты: сужение переднего участка эндоцисты (помечено стрелкой), который будет позже инвагинировать и втягивать перспективную часть (зачаток стробилы и сколекс) в эндоцисту (*б*); ретракторы хоботкового влагалища (*в*); венчик крючков на апикальном расширении хоботка (*г*); *д* — экскреторный атриум на заднем конце эндоцисты.

Fig. 3. The stage of scolexogenesis of *Schistotaenia srivastavai* euascocercus.

*a* — general view of exocyst and cysticeroid body separated from it the late stage of scolexogenesis; *б, в, г* — changes in the shape of prospective part and endocyst: constriction of endocyst' anterior region (arrow), that will later invaginate and draw prospective part (rudiment of strobila and scolex) into endocyst (*б*); retractors of proboscis sheath (*в*); crown of hooks at the apical extension of the proboscis (*г*); *д* — excretory atrium at the posterior end of the endocyst.

спективную часть и эндоцисту и несла определенные черты тератологии. Перистальтические сокращения стенок наружной цисты, изменявшие ее размер от  $1.92 \times 0.92$  до  $2.79 \times 0.62$ , вызывали пассивное перемещение цистицеркоида в заднем отделе полости цисты (рис. 4, а, см. вкл.). Центральную часть полости занимала прозрачная дисковидная структура неизвестного происхождения, диаметром около 0.75 (рис. 4, а, стрелки). Движения экзоцисты меняли ориентацию этой структуры, но она, как «диафрагма», ограничивала цистицеркоиду свободу перемещения в полости экзоцисты. Эндоциста общей длиной 0.46 имела расширенный передний отдел диаметром 0.22 и более узкий задний отдел диаметром 0.16 (рис. 4, а). Ранее мы наблюдали процесс второй инвагинации другой модификации аскоцерка — мегалоцерка *Dioecocestus asper* (Регель и др., 2013). По аналогии с ним можно предположить, что и у настоящего аскоцерка в инвагинации участвуют ретракторы, сокращение которых втягивает основание проспективной части в полость внутренней цисты. Вероятно, область сужения эндоцисты демонстрирует зону прикрепления этих ретракторов. Наружные плотные оболочки внутренней цисты на этой стадии еще не развиты. Эндоциста заполнена многочисленными известковыми тельцами, мешающими исследованию строения ее инвагинированного участка и втянутой области личиночной стробицы. Диаметр сколекса 0.2, присосок 0.08—0.09, хоботка 0.12—0.13. Хоботковые крючья полностью сформированы. Число крючьев хоботка — 22, их длина 0.062—0.063, длина лезвия и корневого отростка 0.021—0.022 (изучены в среде Берлезе) (рис. 4, б).

Полностью сформированные эуаскоцерки *S. srivastavai* (рис. 4, з—е). Размер мешковидной экзоцисты инвазионных особей варьирует от  $2.8 \times 0.5$  до  $7.0 \times 0.3$ —0.4, эндоцисты —  $0.55$ — $0.72 \times 0.35$ —0.48, стенка эндоцисты образована 4 слоями (гликокаликс, тегумент, фиброзный и клеточный) общей толщиной не более 0.006 (Поспехова, Регель, 2013). У большинства изученных цистицеркоидов (11 из 18) сколексы были выдвинуты из эндоцисты и демонстрировали активные движения присосок и хоботка. В сколексе и присосках видны многочисленные мелкие известковые тельца диаметром 0.005—0.012 (рис. 4, д). Масса крупных телец (до 0.04 в диам.), заполнивших эндоцисту, препятствовали исследованию ее внутреннего строения не только у живых метацестод, но и после просветления в среде Берлезе (рис. 4, е). Хоботок вооружен венчиком из 22—24 крючьев длиной 0.062—0.064, корневой отросток плоский и широкий 0.011—0.012 (рис. 4, д).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Общее строение сформированных эуаскоцерков *Schistotaenia srivastavai* аналогично таковому большинства видов сем. Schistotaeniidae, у которых описаны моноцефалические метацестоды: *Schistotaenia colymba* (см. Кукашев, 1985); *Joyeuxilepis acanthorhyncha* (Wedl, 1855) Borgarenko, Gulyaev, 1990; *J. octacantha* (Rees, 1973) Borgarenko, Gulyaev, 1990 (см. Linstow, 1892; Mrázek, 1927; Rees, 1973); *Ryjikovilepis dubininae* (см. Кукашев, 1985; Гуляев, 1989); *Tatria biremis* (см. Кукашев, 1983). Наконец, метаце-

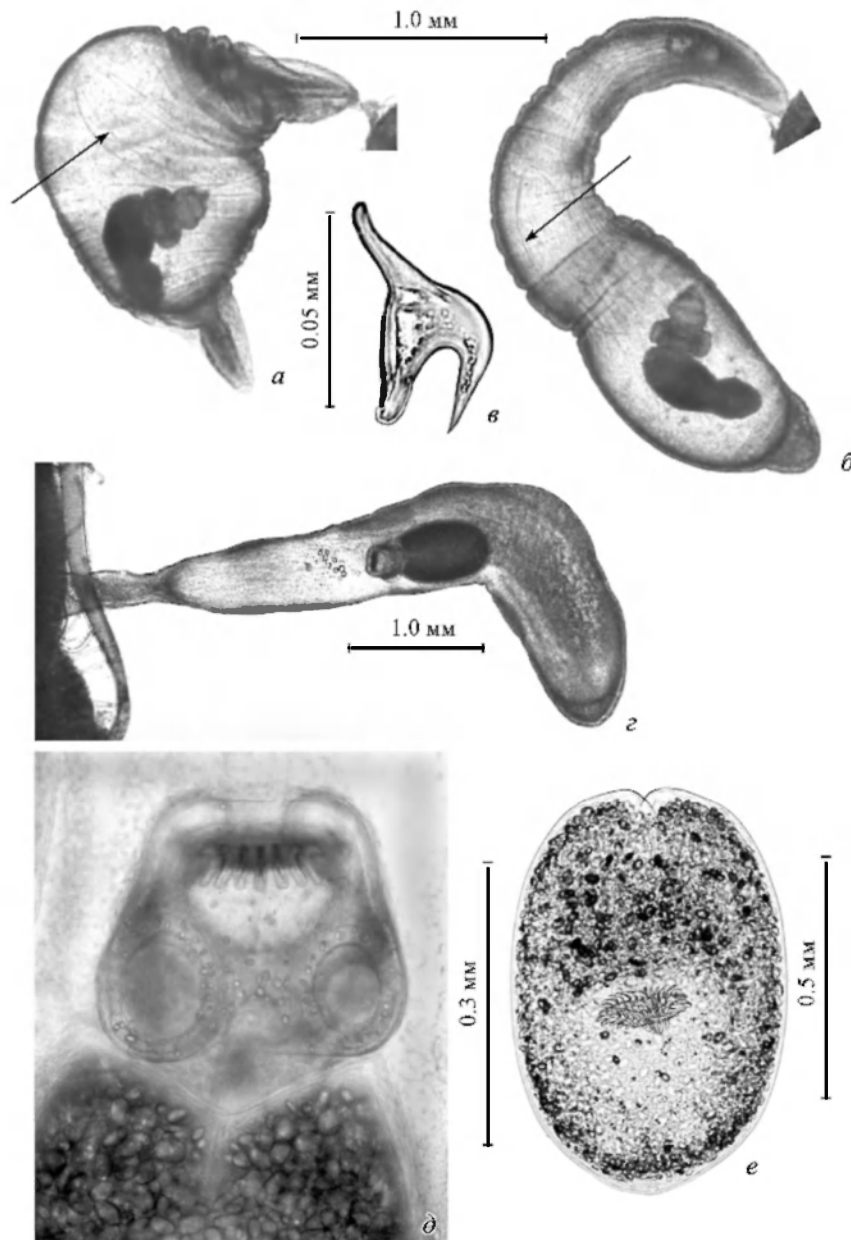


Рис. 4. Завершающие фазы морфогенеза зуаскоцерка *Schistotaenia srivastavai*.

*a, б* — стадия второй инвагинации, крайние варианты изменения формы и размера наружной цисты (стрелками отмечена дисковидная структура, препятствующая свободному перемещению цистицеркоида в полости экзоцисты); *в* — крючок хоботка данной метацестоды; *г* — общий вид инвазивного зуаскоцерка; *д* — сколекс с втянутым хоботком; *е* — эндоциста, просветленная в среде Берлезе.

Fig. 4. The final phases of morphogenesis of *Schistotaenia srivastavai* euascocercus.

*a, б* — stage of second invagination, extreme variants of changing shape and size of the outer cyst (arrows marked discoid structure, obstructive the free movement of the cysticercoid in the exocyst cavity); *в* — proboscis hook of given metacercaria; *г* — general view of the invasive euascocercus; *д* — scolex with invaginated proboscis; *е* — the endocyst enlightened in the Berlese medium.

стоды, определенные как *T. decacantha* (Fuhrmann, 1913) (см. Голикова, 1960; Павлюк, 1973, Rees, 1973), идентифицированы Василевой с соавт. (Vasileva et al., 2003c, p. 29—30) с видами *Joyeuxilepis pilatus* Borgarenko, Gulyaev, 1991 или *J. biuncinnata* (Joyeux, Baer, 1943). Гуляев (1989) обращает внимание на ошибку, допущенную Кукашевым (1985), который впервые описал метацестоду *R. dubininae*, неверно указав на отсутствие у «личинок» церкомера. Действительно, судя по приводимым в работах Кукашева (1983, 1985, 1989) описаниям, можно полагать, что он ошибочно принимал наружную мешковидную оболочку метацестод (экзоцисту) за капсулу (производную тканей промежуточного хозяина), отмечая при этом перистальтические сокращения стенок «капсулы».

Споры о природе наружной мешковидной «паренхиматозной» оболочки у метацестод *Tatria* s. l. имеют долгую историю, начавшуюся с первой находки Линстовым (Linstow, 1892) у одной личинки равнокрылой стрекозы *Agrion puella* (L.) в Германии пяти «очень необычных цистицеркоидов» («sehr merkwürdige Cysticerken», Linstow, 1892, S. 341) *J. acanthorhyncha*. При характеристике общего вида этих цистицеркоидов Линстов (Linstow, 1892) описывает паренхиматозную оболочку, окружающую сколекс с шейным отделом, цисту и «хвостовую часть». Позднее Люэ (Lühe, 1910) оспорил мнение Линстова о том, что ларвальное тело описанных им цистицеркоидов обернуто паренхимой, трактуя эту оболочку как покров, который производит тело хозяина (т. е., как капсулу).

Мразек (Mrázek, 1927) помимо полностью сформированных метацестод *J. acanthorhyncha* описал и 4 более ранние стадии от личинок стрекоз *Agrion* spp. Автор обратил внимание на особенности развития этих «необычных цистицеркоидов», первым определил природу внешней цисты, назвав ее «хвостовой цистой», и выявил главные отличительные признаки модификации цистицеркоида, характерной только для представителей сем. Schistotaeniidae (и, возможно, в целом для подотряда Acoleata). При описании ранних стадий развития паразита Мразек предположил, что разделение внешней и внутренней цист должно происходить довольно рано. При сравнении морфологических особенностей найденных цистицеркоидов с первым описанием, автор справедливо полагает, что Линстов изучал поврежденный в результате препарирования цистицеркоид, что и послужило причиной ошибочной трактовки фактов, повлекшей за собой и неверный вывод Люэ (Lühe, 1910). Мразек (Mrázek, 1927) отметил большое сходство (по сравнительно большой степени развития хвостовой цисты) «личинок» *J. acanthorhyncha* с описанными им ранее (Mrázek, 1907) цистицеркоидами *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe). Одновременно Мразек (Mrázek, 1927) указывает на их главные отличия, которые заключаются в том, что хвостовая циста *J. acanthorhyncha* полностью замкнута и что нет никакой связи между ее стенкой и собственно цистицеркоидом. Мразек справедливо считает основным результатом своего исследования — добавление к уже существующим многочисленным модификациям развития, известным для личинок цестод, нового типа, близкого к цистицеркоидам рода *Aploparakis*, но имеющим специфические особенности (Mrázek, 1927). В завершение, автор отмечает, что не только *J. acanthorhyncha*, но и другие виды того же семейства должны иметь такую же необычную организацию цистицеркоидов.

Рис (Rees, 1973) по материалу от равнокрылых стрекоз Англии приводит наиболее подробное описание морфогенеза подобных метацестод, включая недостающие в описании Мразека промежуточные стадии развития. Рис использовала термины внешняя и внутренняя циста. Она зарегистрировала такие этапы развития, как рост «пост-онкосферального пузырька», формирование «клеточной массы» (зачатка цистосколекса), первую инвагинацию, рост и начало дифференциации «клеточной массы», отметила отделение внутренней цисты от внешней на стадии раннего сколексогенеза, как ранее предполагал Мразек (Mrázek, 1927). Так же как Мразек, Рис подробно описала перистальтические движения стенок наружной цисты, вызывающие пассивное перемещение внутренней цисты в ее полости. Она также отметила активизацию этого движения при повышении температуры и обратила внимание на неподвижность внутренней цисты, вероятно, имея в виду покровы (стенку) последней. Наконец, Рис описывает большую активность сколекса, способного к свободному выходу из передней поры внутренней цисты, передвижению вдоль стенки наружной цисты посредством мобильных присосок и последующему подтягиванию внутренней цисты (Rees, 1973).

Рис также провела сравнение исследованных метацестод с диплоцистой *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869), описанной Мразеком (Mrázek, 1907). Она отметила, что ранние стадии развития метатацестод *Tatria* spp. во многом напоминают полностью развитую диплоцисту *A. crassirostris*. Однако на поздних стадиях развития у метацестод *Tatria* spp. это сходство нарушается в результате закрытия передней поры внешней цисты и отделения внутренней цисты (Rees, 1973).

Схема развития цистицеркоидов *Tatria* s. l., восстановленная Рис (Rees, 1973) по материалу от спонтанно зараженных личинок стрекоз, остается одним из наиболее полных исследований онтогенеза шистотенииид и, безусловно, соответствует нашим представлениям о развитии «настоящих аскоцерков» (euascocysticercoids). Основные отличия этих метацестод от диплоцист, отмеченные еще Мразеком (Mrázek, 1927) и Рис (Rees, 1973), возведены Гуляевым (1989) в диагностические признаки «аскоцерков» (=эуаскоцерков). В том числе: замкнутость крупной мешковидной экзоцисты, в несколько раз превышающей размеры эндоцисты; свободное расположение эндоцисты в обширной полости экзоцисты (в результате раннего отделения от стенки наружной цисты); наличие мышечных пучков в стенке экзоцисты, ее подвижность; способность замыкательного клапана эндоцисты произвольно открываться; наличие личиночной стробилы с хорошо развитой медуллой, неспособной к инвагинации. Важно отметить, что при инцистировании аскоцистицеркоидов инвагинирует дифференцированный передний отдел зачатка эндоцисты, вворачивающийся в полость цисты за счет сокращения ретракторов и втягивающий личиночную стробилу и сколекс (Rees, 1973; Регель и др., 2013). У диплоцист инвагинирует шейка, или личиночная стробила.

Помимо моноцефалического (настоящего) аскоцерка Гуляев (1989) по материалу от стрекоз Южного Урала описал полицефалическую (эндогенно почкующуюся) метацестоду Schistotaeniidae — «мультицерк». Гуляев установил полное соответствие обнаруженных им личинок (мультицерков) с описаниями (и препаратами) цистицеркоидов *Tatria decacantha* из

материалов Ткачева (1969, 1970) и Баянова (1974). Одновременно в литературе были известны описания метацестод *T. decacantha* (Голикова, 1960; Павлюк, 1973; Rees, 1973), соответствующие характеристике типичного (настоящего) аскоцерка. Различия в параметрах метацестод *T. decacantha* в описаниях разных авторов впервые были отмечены Рыжиковым и Толкачевой (1981). Авторы предположили, что Ткачев (1969) описал «личинку» другого вида цестод. Именно последнее мнение и, вероятно, авторитет Рис, описавшей моноцефалических метацестод *T. decacantha*, побудили Гуляева (1989) выделить полицефалическую форму (мультицерк) в новый вид *Joyeuxilepis uralensis* Gulyaev, 1989 (syn. *T. decacantha* larva sensu Tkatchev, 1969; Bayanov, 1974). Отметим, что первое описание подобных метацестод, также отнесенных к виду *T. decacantha*, принадлежит Ямагути (Yamaguti, 1942). Однако его работа, изданная в виде отдельных оттисков, по всей видимости, мало известна. Наконец, Павлюк (2001) нашел более 250 экз. цистицеркоидов неизвестного вида *Tatria* у одной (высушенной) стрекозы *Sympetrum meridionale* Selys из Туркменистана, указав их вероятную близость с *J. uralensis*.

История и результаты реорганизации сборного рода *Tatria* s. l. и выделения из его состава видов с аплопараксоидными крючьями в род *Joyeuxilepis* Spassky, 1947 отражены в работах Василевой с соавт. (Vasileva et al., 2003a—d). Позднее, из рода *Joyeuxilepis* по ряду морфологических признаков половозрелых цестод был выделен самостоятельный род *Mircia* с типовым новым видом *Mircia shigini* Копуаев, Gulyaev, 2006 (Коняев, Гуляев, 2006). В состав рода включены еще 4 вида, в том числе *M. decacantha* и известный только по метацестодной стадии *M. uralensis*.

Нашими исследованиями установлено, что мультицерки, доминирующие паразиты личинок стрекоз Охотско-Колымского края, принадлежат виду *M. shigini* (Гуляев и др., 2010; Регель, Поспехова, 2012). Мы рассматриваем мультицерка как полицефалическую модификацию аскоцерка, в процессе развития которого формируется материнская особь, напоминающая по форме колонию мшанок. Форма мультицерков варьирует от лентовидной до многолопастной, длина лопастей достигает 50—60 мм, реже более. Весь объем лопастей инвазионного мультицерка заполняется многочисленными, очень мелкими дочерними особями, каждая из которых имеет свою индивидуальную экзоцисту, соответствующую внутреннему слою двуслойной экзоцисты других аскоцерков. По нашему мнению, наружный слой экзоцисты моноцефалических аскоцерков гомологичен наружной стенке материнской особи мультицерка, от которой и отпочковываются дочерние цистицеркоиды.

Полицефалическая модификация аскоцерков, вероятно, специфична только для рода *Mircia*. Только у представителей этого рода: *M. decacantha* (sensu Yamaguti, 1942), *M. uralensis* и *M. shigini* описаны метацестоды, соответствующие приведенному Гуляевым (1989) диагнозу мультицерка. Возможно, одному из пяти видов, включенных в состав рода *Mircia*, принадлежат метацестоды, фрагментарно описанные Павлюком (2001). Особо отметим, что все обнаруженные мультицерки паразитируют только в ширококрылых стрекозах. Данные Павлюка (2001) о находке метацестод в имago *Sympetrum meridionale* Selys не совпадают с нашими экспериментальными наблюдениями о блокирующем влиянии мультицерка *M. shigini* на



последнюю линьку и вылет стрекоз (Регель, Прачнк, 2013). Возможно, это связано с малой интенсивностью инвазии стрекозы в материале Павлюка (2001). Подробному описанию морфогенеза мультицерка *M. shigini* будет посвящена отдельная статья.

Итак, полицефалическая модификация аскоцерков формируется, вероятно, только у видов рода *Mircia*, а развитие настоящего аскоцерка характерно для большинства родов сем. Schistotaeniidae. Исключение представляет крупная метацестода *Schistotaenia tenuicirrus* Chandler, 1948, заинтересовавшая нас благодаря схеме жизненного цикла этого вида, приведенной в работе Сторера (Storer, 2000, p. 21, fig. 4). Статья с описанием постэмбрионального развития этого вида (Boertje, 1975) лишь недавно стала нам доступной. Бертье изучил морфогенез *S. tenuicirrus* в естественно и экспериментально зараженных личинках *Anax junius* Drury и установил сроки развития инвазионных метацестод (28 дней). Он особо отметил, что заражение этим паразитом встречается в личинках стрекоз с июля по октябрь и отсутствует в майских и июньских выборках. Последнее обстоятельство позволило автору сделать вывод, что зараженные личинки стрекоз не перезимовывают. Кроме того, инвазионные метацестоды вызывают гибель хозяина на последней стадии метаморфоза, т. е. блокируют последнюю линьку и вылет имаго.

Полностью сформированных метацестод *S. tenuicirrus* Бертье (Boertje, 1975) именует стробилоцеркоидом, проводя аналогии со стробилоцерком *Hydatigera taeniaeformis* (Batsch, 1786). Мы полагаем, что изученная Бертье необычно крупная для шистотениид метацестода *S. tenuicirrus* может быть отнесена к модификации мегалоцерк (или мегалоцистицеркоид), предложенной для метацестоды *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831) (Dioecocestidae) (Регель и др., 2013). Экзоциста инвазионных метацестод *D. asper* достигает  $21\text{--}25 \times 3\text{--}8$ , *S. tenuicirrus* —  $20 \times 3$ , внутренняя циста соответственно  $15\text{--}17 \times 2.5\text{--}4$  и более  $10 \times 2$  согласно рисунку Бертье (Boertje, 1975, p. 60, fig. 9). В отличие от настоящих аскоцистицеркоидов развитие мегалоцистицеркоидов с начальных фаз проходит в полости тела личинок разнокрылых стрекоз (родов *Aeshna* и *Anax*), и они не связаны с серозной оболочкой кишечника хозяина. Развитие метацестод обоих видов сопровождается формированием спиральной скульптуры на поверхности крупной внутренней цисты. Морфологические отличия метацестоды *S. tenuicirrus* от *D. asper* заключаются в формировании спиральной конфигурации на всей поверхности эндоцисты (у *D. asper* — на задней половине) и малом числе проглоттид в личиночной стробиле (у *D. asper* стробила многочлениковая). Для нас остается пока неясной причина развития столь крупной эндоцисты у метацестоды *S. tenuicirrus* при относительно малом ( $2\text{--}4 \times 0.6\text{--}0.8$ ) размере перспективного тела.

Обсуждаемые виды отличаются также сроками развития полностью сформированных метацестод (*S. tenuicirrus* — 28 дней, *D. asper* — более года) и способностью мегалоцерка *D. asper* перезимовывать вместе с хозяином. Скудная информация о сроках развития метацестод *S. srivastavai* (см. выше) позволяет предположить, что развитие в естественных условиях завершается примерно за месяц в летний сезон. В случае осенней инвазии метацестода перезимовывает в промежуточном хозяине, продолжая

развитие весной. Заражение личинок стрекоз происходит обычно в их первый (0+) или в начале второго (1+) года развития.

Таким образом, в результате постэмбрионального развития представителей сем. Schistotaeniidae формируются все три модификации аскоцерков: настоящий (*Schistotaenia*, *Tatria*, *Ryjikovilepis*, *Joyeuxilepis*), мультицерк (род *Mircia*) и мегалоцерк (*S. tenuicirrus*).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю благодарность нашим коллегам из ИБПС ДВО РАН: кандидату биологических наук Г. И. Атрашкевичу, доктору биологических наук А. В. Андрееву, доктору биологических наук В. П. Никишину, принимавшим участие в сборе материала в полевых условиях, а также нашему коллеге Руслану Саламатину (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев и Варшавский медицинский университет) за помощь с поиском литературных источников. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 10-04-10124-к; 11-04-10053-к; 11-04-00870-а) и РФФИ-ДВО (11-04-98545 р\_восток\_a).

#### Список литературы

- Баянов М. Г. 1974. Стрекозы Башкирии как промежуточные хозяева гельминтов. В кн.: Гельминты животных, человека и растений на Южном Урале. Уфа: Изд-во Башкир. ун-та. (1) : 77—86.
- Голикова М. Н. 1960. К биологии некоторых видов ленточных червей водоплавающих птиц. Докл. АН СССР. 131 (5) : 1222—1224.
- Гуляев В. Д. 1989. Новые морфоэкологические типы цистицеркоидов цестод подсем. Schistotaeniinae Johri, 1959. Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 199—213.
- Гуляев В. Д., Регель К. В., Поспехова Н. А., Атрашкевич Г. И. 2010. Роль стрекоз в жизненных циклах Schistotaeniidae и Dioecocestidae Северо-Восточной Азии. В кн.: Паразиты Голарктики. Петрозаводск. 1 : 84—86.
- Коняев С. В., Гуляев В. Д. 2006. Описание нового вида цестод *Mircia shigini* gen. et sp. n. (Cyclophyllidae: Schistotaeniidae). Паразитология. 40 (1) : 57—65.
- Кукашев Д. Ш. 1983. Водный клоп *Sigara concinna* — промежуточный хозяин цестоды *Tatria biremis* (Amabiliidae: Cestoda). Паразитология. 17 (2) : 165—168.
- Кукашев Д. Ш. 1985. Стрекозы (Odonata) — промежуточные хозяева цестод семейства Amabiliidae. Паразитология. 19 (6) : 479—482.
- Кукашев Д. Ш. 1989. К морфологии и биологии цестоды *Schistotaenia srivastavai* (Cestoda, Amabiliidae) — нового представителя фауны СССР. Паразитология. 23 (5) : 436—439.
- Павлюк Р. С. 1973. О цистицеркоидах *Tatria decacantha* Fuhrmann, 1913 (Cestoda: Amabiliidae). Паразитология. 7 (4) : 353—356.
- Павлюк Р. С. 2001. Виявлення цистицеркоїдів раніше невідомого виду роду *Tatria* (Cestoda, Amabiliidae) у бабки *Sympetrum meridionale* з Туркменістану. Vestnik zoologii. 35 (2) : 71—73.
- Поспехова Н. А., Регель К. В. 2013. Ультраструктура экзоцисты метацистод Dioecocestidae и Schistotaeniidae (Cestoda: Cyclophyllidae). В кн.: Паразитология в изменяющемся мире (Матер. V съезда Паразитол. общ-ва при РАН: Всерос. конф. с

- междунар. участием, 23—26 сентября 2013 г., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск). Новосибирск: Гарамонд. 148.
- Регель К. В., Гуляев В. Д., Поспехова Н. А. 2013. О жизненном цикле и морфологии метацестод *Dioecocestus asper* (Cestoda, Dioecocestidae). Паразитология. 47 (1) : 3—22.
- Регель К. В., Поспехова Н. А. 2012. Видовое разнообразие и морфологические особенности метацестод — паразитов личинок стрекоз Северо-Востока Азии. Вестн. СВНЦ. 4 : 75—83.
- Регель К. В., Прачик Н. Э. 2013. О блокирующем влиянии метацестод *Mircia shigini* (Schistotaeniidae) на метаморфоз личинок стрекоз *Aeshna* spp. В кн.: Паразитология в изменяющемся мире (Матер. V съезда Паразитол. общ-ва при РАН: Всерос. конф. с междунар. участием, 23—26 сентября 2013 г., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск). Новосибирск: Гарамонд. 156.
- Рыжиков К. М., Толкачева Л. М. 1981. Аколеаты — ленточные гельминты птиц. Основы цестодологии. Т. 10. М.: Наука. 214 с.
- Ткачев В. А. 1969. Экспериментальное исследование развития ленточного паразита *Tatria decacantha* Fuhrmann, 1913 в организме промежуточного хозяина. Вopr. зоол. (Челябинск). 1 : 56—63.
- Ткачев В. А. 1970. К обнаружению цистицеркоид *Tatria decacantha* Fuhrmann, 1913 в личинках стрекоз. Матер 4-й науч. конф. зоологов педагогических институтов. Горький. 136—137.
- Boertje S. B. 1975. Developmental stages and strobiloceroid of *Schistotaenia tenuicirrus* (Cestoda: Amabiliidae). The Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences. 38 (1) : 52—69.
- Lenta Chervy. 2002. The terminology of larval cestodes or metacestodes. Systematic Parasitology. 52 : 1—33.
- Linstow O. 1892. Beobachtungen an Helminthenlarven. Archiv fur mikroskopische Anatomie. 39 : 325—340.
- Luhe M. 1910. Die Susswasserfauna Deutschlands. Parasitische Plattwurmer. II: Cestodes. H. 18: 148 S.
- Mrázek A. 1907. Cestodenstunden. I. Cysticercoiden aus Lumbriculus variegatus. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. 24 : 591—620.
- Mrázek A. 1927. Organismace a ontogenie larvy druhu *Tatria acanthorhyncha* (Wedl.). Vestn. Kralows. Ceske Spolec. Nauk. 7 : 1—12.
- Rees G. 1973. Cysticercoids of three species of *Tatria* (Cyclophyllidae: Amabiliidae) including *T. octacantha* sp. nov. from the haemocoel of the damselfly nymphs *Pyrhosoma nymphula* Sulz and *Enallagma cyathigerum* Charp. Parasitology. 66 : 423—446.
- Storer R. W. 2000. The metazoan parasite fauna of grebes (Aves: Podicipediformes) and its relationship to the birds' biology. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan. 188, 90 p.
- Vasileva G. P., Gibson D. I., Bray R. A. 2003a. Taxonomic revision of *Tatria* Kowalewski, 1904 (Cestoda: Amabiliidae): redescription of *T. biremis* Kowalewski, 1904 and *T. minor* Kowalewski, 1904, and the description of *T. gulyaevi* n. sp. from Palaearctic grebes Systematic Parasitology. 54 : 177—198.
- Vasileva G. P., Gibson D. I., Bray R. A. 2003b. Taxonomic revision of *Tatria* Kowalewski, 1904 (Cestoda: Amabiliidae): redescription of *T. appendiculata* Fuhrmann, 1908 and *T. duodecacantha* Olsen, 1939, a key and an amended diagnosis of *Tatria* (sensu stricto). Systematic Parasitology. 55 : 97—113.
- Vasileva G. P., Gibson D. I., Bray R. A. 2003c. Taxonomic revision of *Joyeuxilepis* Spassky, 1947 (Cestoda: Amabiliidae): redescription of *J. biuncinata* (Joyeux & Baer, 1943), *J. decacantha* (Fuhrmann, 1913) and *J. pilatus* Borgarenko & Gulyaev, 1991. Systematic Parasitology. 56 : 17—36.
- Vasileva G. P., Gibson D. I., Bray R. A. 2003d. Taxonomic revision of *Joyeuxilepis* Spassky, 1947 (Cestoda: Amabiliidae): redescription of *J. acanthorhyncha* (Wedl,

- 1855) and *J. fuhrmanni* (Solomon, 1932), a key and a new generic diagnosis. Systematic Parasitology. 56 : 219—233.
- Yamaguti S. 1942. Über die Finnen von *Tatria decacantha* Fuhrmann und *Anomotaenia nycticoracis* Yamaguti. Druck von Naigai Sippan Insatu A. G., Kyoto. 2 p. 6 ill.

ON MORPHOGENESIS OF METACESTODES  
FROM THE FAMILY SCHISTOTAENIIDAE (CYCLOPHYLLIDEA)  
BY THE EXAMPLE OF EUASCOCERCUS SCHISTOTAENIA  
SRIVASTAVAI RAUSH, 1970

K. V. Regel, N. A. Pospekhova

*Key words:* Schistotaeniidae, metacestode, ascocercus (= askocysticeroid), euascocercus (= euascocysticeroid), morphogenesis, intermediate hosts, damselfly larva, dragonfly larva.

SUMMARY

Morphogenesis of the true ascocercus (euascocercus or euascocysticeroid) was studied in *Schistotaenia* srivastavai, a relatively rare parasite of the Red-necked Grebe *Podiceps griseigena*, and of intermediate hosts, damselfly and dragonfly larvae, in the Okhotsk-Kolyma region. Stages of postembryonic development were reconstructed by the material from spontaneously infected dragonflies' larvae, which corresponded to the published data on the development of metacestodes from the genus *Tatria* s. l. studied by Mrazek (1927) and Rees (1973).

The euascocercus is the most widespread morphological modification of ascocysticeroids among Schistotaeniidae. According to Gulyaev (1989) and our data, the species of the family (the genus *Mircia*) have also a polycephalic modification of the ascocercus, or the multicercus. It represents a maternal individual that is filled with numerous small filial cysticeroids during the postembryonic development. These cysticeroids are formed of individual buds in the outer wall; later on, they are gemmated into the primary cavity of the maternal individual. Consequently, each daughter individual possesses its own single-layer exocyst, homologous to the inner layer of the two-layered exocyst of the other ascocerci. Supposedly, exocyst's outer layer of monocephalic ascocerci is homologous to the outer wall of multicercus' maternal individual.

Finally, diagnostic features of the third modification of ascocerci, namely megalocercus, described in the uniquely large metacestode *Dioecocestus asper*, corresponds to the characteristic of the metacestode *Schistotaenia tenuicirrus*, studied by Boertje (1975). *S. tenuicirrus* differs from *D. asper* in the spiral configuration formed on the entire surface of the endocyst (in *D. asper*, only on its dorsal side), and in a low number of proglottids in the larval strobile (*D. asper* possesses a multisegmental strobile). The reason, why so large protective envelopes (exo- and endocysts) develop in *S. tenuicirrus* with relatively small size of prospective body, remains unclear.

Thus, life cycles of Schistotaeniidae represent all three modifications of the ascocerci: the true ascocercus (*Schistotaenia*, *Tatria*, *Ryjikovilepis*, *Joyeuxilepis*), the multicercus (genus *Mircia*), and the megalocercus (*S. tenuicirrus*).